

УДК 582.475:581.824.1:581.824.2

DOI: 10.14258/pbssm.2021006

**Сравнительная анатомия
проводящих тканей привоев *Pinus sibirica* Du Tour, *P. cembra* L.
и их подвоев *P. sylvestris* L.**

**Comparative anatomy
of the conductive tissues of the scions of *Pinus sibirica* Du Tour, *P. cembra* L.
and their rootstocks *P. sylvestris* L.**

Астраханцева Н. В.

Astrakhantseva N. V.

*Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН), г. Красноярск, Россия. E-mail: astr_nat@mail.ru
Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, Krasnoyarsk, Russia*

Реферат. Для изучения появления несовместимости у взрослых привойных деревьев исследовали анатомические характеристики проводящей флоэмы и заболони у 55-летних привоев сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и европейской (*Pinus cembra* L.) и их подвоев – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Установлено, что во всех вариантах ширина заболони в подвое выше, чем в привое, однако при учете только ранних трахеид различия между привоем и подвоем недостоверны, суммарная ширина ранних трахеид заболони несколько выше у деревьев кедр европейского. В месте срастания происходит сокращение ширины заболони подвоя за счет уменьшения доли поздних трахеид, тогда как заболонь привоя остается почти неизменной. Вариабельность ширины заболони у привоев и подвоев кедр европейского ниже и она менее чувствительна к сокращению приростов, чем у кедр сибирского, что указывает на межвидовые различия. Средняя за вегетацию ширина проводящей флоэмы также менее варьирует у кедр европейского, а у особой кедр сибирского с малыми приростами ксилемы приближается к ширине текущего прироста ксилемы. Связь ширины проводящей флоэмы с шириной заболони слабая, она больше обусловлена текущим приростом ксилемы. Количественные различия в ширине заболони и проводящей флоэмы позволяют судить о сохранении их видоспецифичности при длительном сосуществовании привоя и подвоя, а также о влиянии привоя на подвой.

Ключевые слова. Заболонь, ксилема, прививки, подвой, привой, проводящая флоэма, сосна кедровая сибирская, сосна кедровая европейская, сосна обыкновенная, флоэма.

Summary. To study the appearance of incompatibility in adult graft trees, we studied the anatomical characteristics of conducting phloem and sapwood in 55-year-old scions of *Pinus sibirica* Du Tour and *Pinus cembra* L. and their rootstocks – Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). It was found that in all variants the width of the sapwood in the rootstock is significantly higher than in the scion; however, when only the early tracheids are taken into account, the differences between the scion and the rootstock are not significant, and the total width of the early tracheids from the sapwood is some higher in the *P. cembra* trees. In the place of rootstock and scion union, the width of the rootstock sapwood decreases due to a decrease in the proportion of late tracheids, while the sapwood of the scion remains almost unchanged. The variability of the sapwood width in scions and rootstocks of the *P. cembra* is lower and it is less sensitive to the reduction of increments than in the *P. sibirica*, it indicates interspecific differences. The average width of the conducting phloem for the growing season also varies less in the *P. cembra*, and in individuals of the *P. sibirica* with small xylem increments it approaches the width of the current xylem increment. The relationship between the width of the conducting phloem and the width of the sapwood is weak; the width of the phloem depends more on the current growth of the xylem. The quantitative differences in the width of the sapwood and the conducting phloem make it possible to judge the preservation of their species-specificity during long-term coexistence of the scion and the rootstock, as well as the effect of the scion on to the rootstock.

Key words. Conducting phloem, grafts, phloem, *Pinus sibirica* Du Tour, rootstock, scion, xylem, Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), sapwood.

Создание прививочных плантаций кедровых сосен позволяет быстрее достигать возраста плодоношения, в том числе при гетеропластических прививках, но последние менее долговечны, чем гомопластические прививки. Ранее успешно плодоносившие привои кедров сибирского на сосне обыкновенной в условиях Красноярской лесостепи начинают отмирать после 25 лет, привои кедров европейского – после 40 лет от момента проведения прививочных работ (Кузнецова, 2007). Сохранность прививок на первых этапах жизни определяется успешностью восстановления транспортных потоков через место срастания и этот вопрос более или менее изучен (Северова, 1958; Dormling, 1963; Кръстев, Протас, 2012; Melnyk, 2017; Pérez-Luna et al., 2020). Однако состояние проводящих тканей ствола у прививок хвойных с увеличением возраста привитых деревьев почти не исследовано (Еремин, Чавчавадзе, 2015; Susilowati et al., 2016). Нами было показано (Кузнецова, Астраханцева, в этом же сборнике), что у привоев кедров сибирского и европейского и их подвоев сосны обыкновенной существуют отличия в скорости роста, прохождении стадий развития клеток развивающегося годичного кольца, толщине луба. По заболони подвоя привой снабжается в первую очередь водой и растворенными минеральными веществами, по проводящей флоэме идет нисходящий транспорт ассимилятов от привоя к подвою. Известно, что между транспортной системой, поглотительной системой и фотосинтетической системой существуют достаточно четкие и зачастую линейные связи (Вомперский, Иванов, 1984; Кайбиянен, 2003). Поэтому целью данной работы было сравнение количественных характеристик проводящих тканей ствола у взрослых гетеропластических прививок кедровых сосен.

Объектами исследования были 55-летние гетеропластические прививки сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и сосны кедровой европейской (*Pinus cembra* L.), привитые на сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.). Привойные плантации созданы на территории экспериментального опытного хозяйства «Погорельской бор» Института леса (Красноярская лесостепь) в 1963–65 гг. под руководством А. И. Ирошникова. Общая характеристика роста прививок дана Кузнецовой Г. В. и Астраханцевой Н. В. в этом же сборнике. Помимо высечек, в каждой группе с пяти опытных деревьев с привоя и подвоя брали керны длиной 10 см и фиксировали в смеси спирт : глицерин : вода (1 : 1 : 1). Переход к ядровой древесине определяли по массовому исчезновению ядер в паренхимных клетках древесинных лучей и смоляных ходов, переход к непроводящей флоэме – по разрушению содержимого в альбуминовых клетках либо их превращению в запасающие клетки.

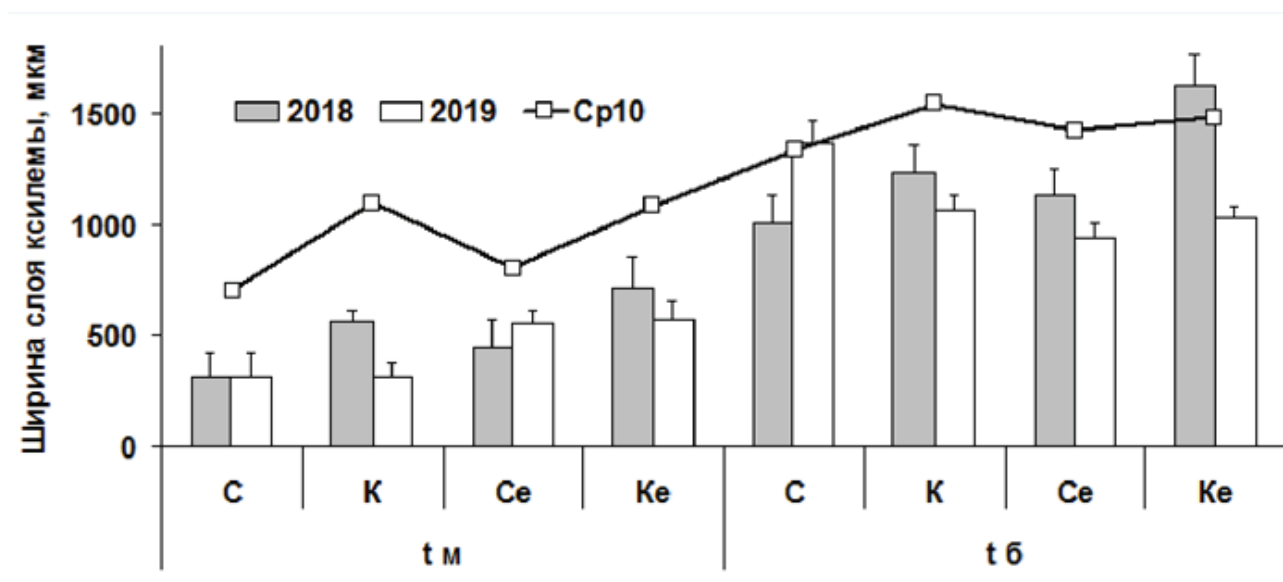


Рис. 1. Ширина годичного кольца ксилемы у привоев сосны кедровой сибирской (К) и европейской (Ке), подвоев сосны обыкновенной (С и Се соответственно) в 2018, 2019 гг. и средний прирост за последние 10 лет (Cp10) у привойных деревьев с малыми (t м) и большими (t б) приростами ксилемы в 2018–2019 гг., мкм.

Опытные деревья отличались по приростам ксилемы, поэтому исходя из годичных приростов в 2018–19 гг. их разделили на группы с малыми и большими приростами (рис. 1). Среднегодовалые приросты кедров европейского были меньше, чем сибирского, но в последние годы приросты сблизил-

лись по значению, стала расти вариабельность роста между деревьями, внутри ствола и между привоем и подвоем. Приросты подвоя в целом были ниже, чем привоя, но в отдельные годы они приближались или даже превосходили привой (рис. 1). Во всех вариантах ширина заболони в подвое была существенно больше, чем в привое (рис. 2), что не коррелировало с величиной приростов. Такое различие не объясняло длительное сосуществование элементов прививки, поэтому изучили общее содержание ранних трахеид в заболони, по которым идет основной транспортный поток по ксилеме. Оказалось, что при таком подходе различия между привоем и подвоем недостоверны. Высокая изменчивость у подвоя кедра сибирского в варианте с малыми приростами ксилемы (рис. 2) объясняется наблюдаемым засмолением отдельных участков заболони, образованием в прикамбиальной зоне смоляных карманов и сокращением / прекращением транспорта по ксилеме на этих участках. Чтобы избежать эффекта окольцовывания в оставшихся участках происходило торможение перехода к ядрообразованию, могло наблюдаться усиление роста, что увеличивало ширину заболони. Из-за различий роста на разных участках ствола поверхность приобретала волнообразный вид.

В целом имелась внутривидовая тенденция к сокращению ширины заболони при уменьшении приростов (рис. 2), что согласуется с литературными данными (Боровиков, Уголев, 1989). Интересно, что в вариантах с кедром европейским суммарная ширина ранних трахеид заболони, как в привое, так и в подвое была выше, чем у привойных деревьев кедра сибирского. Это указывает на межвидовые различия кедровых сосен и подтверждает влияние привоя на подвой.

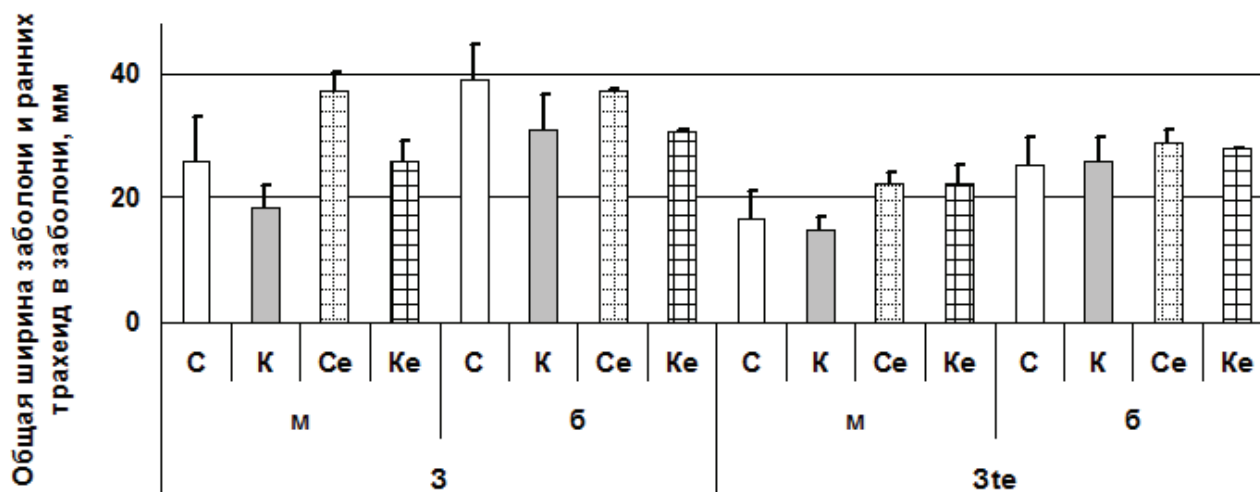


Рис. 2. Общая ширина заболони (З) и суммарная ширина всех ранних трахеид в заболони (Зте) у привоев сосны кедровой сибирской (К) и европейской (Ке), подвоев сосны обыкновенной (С и Се соответственно) у привойных деревьев с малыми (м) и большими (б) приростами ксилемы в 2018–2019 гг., мм.

Содержание поздних трахеид в последних годичных слоях у кедровых сосен близко к 12 процентам, у сосны обыкновенной к 40 процентам. К зоне срастания содержание поздних трахеид в подвое быстро сокращается, как и общая ширина заболони, а вот в привое изменения в содержании поздних трахеид и ширине заболони невелики. Таким образом, за перераспределение потоков в заболони «отвечал» подвой. Привой же мог увеличивать пропускную способность заболони либо за счет увеличения приростов ксилемы (формирование наплывов) либо за счет замедления процессов ядрообразования. У кедра сибирского меньше лучевых трахеид, чем у кедра европейского, соответственно более затруднен поток по ксилеме в радиальном направлении, поэтому при неравномерном росте привоя и подвоя пространственное несовпадение заболони у кедра сибирского и его подвоя быстрее приводит к возникновению стрессовых реакций в зоне срастания (усиление паренхиматизации, засмоление участков ствола и пр.).

Если сравнить все привойные деревья кедра сибирского и все деревья кедра европейского, то средняя ширина проводящей флоэмы за вегетацию несколько выше у деревьев кедра европейского как в привое, так и в подвое. Если сравнить деревья с малыми и большими приростами, то ситуация несколько меняется поскольку вариабельность проводящей флоэмы у кедра европейского заметно ниже,

чем у кедра сибирского (рис. 3). Зона проводящей флоэмы в среднем за вегетацию была шире в вариантах с большими приростами, при этом у подвоев шире, чем у привоев. В вариантах с малыми приростами проводящая флоэма подвоя близка, а в отдельные периоды вегетации ниже, чем в привое. У привойных деревьев кедра сибирского с малыми приростами ксилемы отношение ширины флоэмы текущего года к текущему приросту ксилемы приближается к единице, что свидетельствует о явном угнетении роста (Еремин, 1982). В других вариантах это отношение гораздо ниже.

Учитывая разницу в росте привоев и подвоев, повышенная ширина проводящей флоэмы у сосны обыкновенной указывает на видовую особенность роста, включая большее количество зимующих ситовидных клеток флоэмы по сравнению с кедровыми соснами. Снижение у подвоев деревьев с малыми приростами ксилемы зоны проводящей флоэмы по сравнению с привоями, указывает на затруднение нисходящего транспорта ассимилятов. Средняя ширина проводящей флоэмы в целом согласуется с текущим приростом ксилемы, но её диапазон варьирования гораздо ниже. Одновременно есть некоторая схожесть с изменением ширины заболони, но связь слабая.

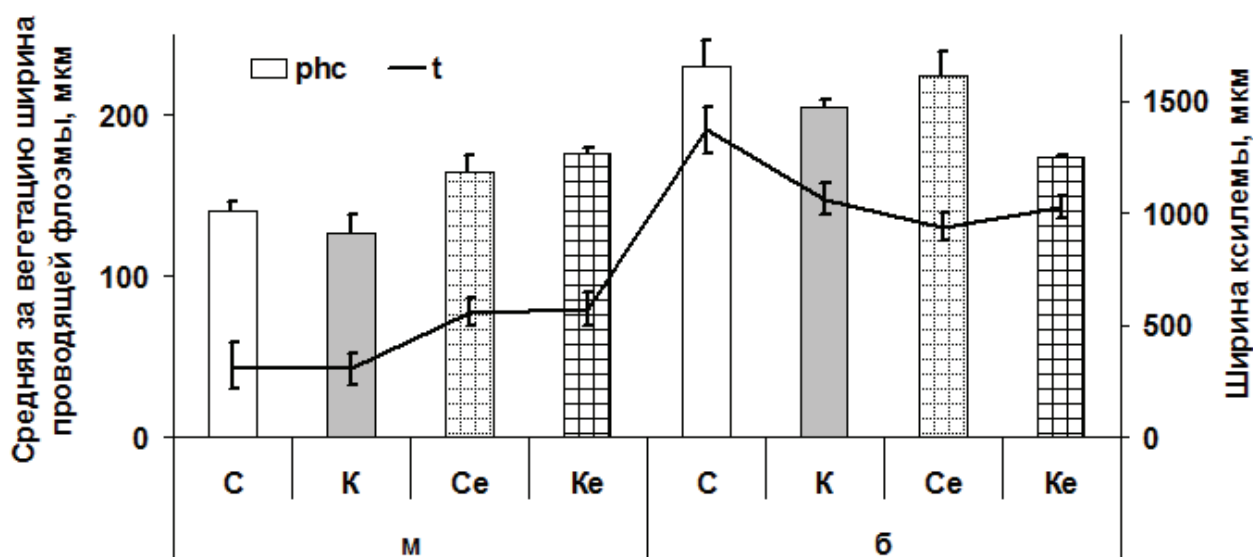


Рис. 3. Средняя за вегетацию 2019 г. ширина проводящей флоэмы (phc) и ширина ксилемы 2019 г. (t) у привоев сосны кедровой сибирской (К) и европейской (Ке), подвоев сосны обыкновенной (С и Се соответственно) у привойных деревьев с малыми (м) и большими (б) приростами ксилемы в 2018–2019 гг., мкм.

Таким образом, заболонь медленно реагирует на сокращение приростов ксилемы, за исключением непосредственного нарушения потока (засмоление, усиление паренхиматизации ксилемы в месте срастания), что можно объяснить приоритетом обеспечения корневой системы перед ростом ствола по диаметру. Различия в ширине заболони у взрослых подвоев и привоев обусловлены разным содержанием поздних трахеид в годичных слоях ксилемы. При подсчете суммарной ширины ранних трахеид в заболони различия между привоем и подвоем исчезают. Ширина проводящей флоэмы также достаточно консервативна, но все же следует за текущим ростом. Она более информативна для оценки состояния привоя и подвоя. Количественные различия в ширине заболони и проводящей флоэмы позволяют судить о сохранении их видоспецифичности при длительном сосуществовании привоя и подвоя, а также о влиянии привоя на подвой.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, Правительством Красноярского края и Краевым фондом науки в рамках научного проекта № 19-44-240005, проекта № 20-05-00540.

ЛИТЕРАТУРА

Боровиков А. М., Уголев Б. Н. Справочник по древесине: Справочник / Под ред. Б. Н. Уголева. – М.: Лесн. пром-ть, 1989. – 296 с. URL: <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/borov/text.pdf>

- Вомперский С. Е., Иванов А. И.** Связь площади поперечного сечения заболони с массой хвои сосны обыкновенной // Лесоведение, 1984. – № 3. – С. 60–66.
- Еремин В. М.** Особенности анатомического строения коры некоторых сосновых в связи с условиями произрастания // Лесной журнал, 1982. – № 3. – С. 14–18.
- Еремин В. М., Чавчавадзе Е. С.** Анатомия вегетативных органов Сосновых (*Pinaceae* Lindl.). – Брест, 2015. – 692 с.
- Кайбияйнен Л. К.** Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Труды КарНЦ РАН, 2003. – № 5. – С. 65–73.
- Крѣстев М. Т., Протас С. А.** Анатомия прививки некоторых хвойных растений, выполненной способом врасщеп // Бюллетень Главного ботанического сада, 2012. – № 2. – С. 64–67.
- Кузнецова Г. В.** Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в красноярской лесостепи // Хвойные бо-реальной зоны, 2007. – № 2–3. – С. 217–224.
- Северова А. И.** Вегетативное размножение хвойных древесных пород. – М.: Гослесбуиздат, 1958. – 143 с.
- Dormling I.** Anatomical and histological examinations of the union of scion and stock in grafts of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Studia Forestalia Suecica, 1963. – Vol. 13. – 136 pp. URL: <https://pub.epsilon.slu.se/12739/1/SFS013.pdf>
- Melnyk C. W.** Plant grafting: insights into tissue regeneration // Regeneration, 2017. – № 4. – P. 3–4. DOI: 10.1002/reg2.71
- Pérez–Luna A., Wehenkel C., Prieto–Ruíz J. Á., López–Upton J., Solís–González S., Chávez–Simental J. A., Hernández–Díaz J. C.** Grafting in conifers: A review // Pak. J. Bot., 2020. – Vol. 52, № 4. – 10 pp. DOI: 10.30848/PJB2020-4(10)
- Susilowati A., Iswanto A. H., Wahyudi I., Supriyanto, Siregar I. Z.** Morphological and anatomical evaluation of grafted *Pinus merkusii* // J. Korean Wood Sci. Technol., 2016. – Vol. 44, № 6. – P. 903–912. DOI: 10.5658/WOOD.2016.44.6.903